VARIATIONS SPATIO-TEMPORELLES DE L'ICHTYOFAUNE DE PLATIERS RÉCIFAUX A LA RÉUNION*

par

Yves LETOURNEUR (1, 2) et Pascale CHABANET (1, 3)

RÉSUMÉ. - Les 169 espèces du peuplement ichtyologique total recensé en 1989 et 1990 sur deux platiers récifaux de St-Leu (île de La Réunion) se structurent en trois grands peuplements, corrélés à la morphologie récifale et à l'agitation du milieu, qui sont les peuplements de poissons des zones interne, médiane et externe. Ce type d'organisation spatiale persiste au cours des deux années d'études. Néanmoins, l'ichtyofaune présente des fluctuations saisonnières caractérisées par une richesse spécifique et une abondance des individus plus fortes pendant l'été austral. Ce phénomène semble essentiellement corrélé au recrutement de juvéniles et à l'augmentation de la disponibilité alimentaire durant cette période. Par ailleurs, au cours des deux années d'études, la richesse spécifique et l'abondance des individus ont nettement diminué. Ce phénomène peut être expliqué par la variabilité interannuelle du recrutement, l'impact du cyclone Firinga et/ou la répercussion des activités anthropiques.

ABSTRACT. - Spatio-temporal fluctuations of the ichthyofauna of coral reef flats of Reunion Island (S.W. Indian Ocean).

The total ichthyofauna (169 species) censused on two reef flats of St-Leu (Reunion Island) is structured into three fish communities - an inner, a median and an outer reef zone community - which are determined by the reef morphology and the hydrodynamism. This spatial pattern remained persistent over the two years of the study (1989 and 1990). However, the fish communities have shown seasonal fluctuations characterized both by a higher species richness and a higher abundance of fishes during the austral summer. This pattern is probably due to the recruitment of juveniles and the increase of food availability in this period. On the other hand, both species richness and abundance of fishes decreased during the two years of the study. This fluctuation might be explained by the interannual variability of recruitment, the impact of hurricane Firinga and/or the influence of anthropogenic activities.

Mots-clés. - Ichthyofauna, ISW, Reunion I., Coral reefs, Spatial distribution, Temporal fluctuations.

Les récifs coralliens sont les écosystèmes marins les plus complexes au monde, dans lesquels les communautés de poissons atteignent leur plus haut degré de diversité. La façon dont les peuplements ichtyologiques s'organisent dans l'espace et dans le temps, ainsi que les mécanismes qui régissent ces structures, constituent une problématique majeure au sein des études écologiques en milieu corallien (Williams, 1991). En fonction de modalités variables, et malgré leur apparente mobilité, la plupart des poissons vivent dans une zone précise du récif, occupant dans celle-ci un habitat déterminé (Harmelin-Vivien, 1979).

---

* Communication présentée au 2ème Congrès International de Limnologie - Océanographie et Journées Ichtyologiques d'Evian, France, les 25-28 mai 1993.

(1) Laboratoire d'Ecologie marine, Université de La Réunion, BP 7151, 15 avenue René Cassin, 97715 Saint-Denis Messag. Cédex 9, La Réunion, FRANCE.

(2) Centre d'Océanologie de Marseille, URA 41 CNRS, Station Marine d'Endoume, Rue de la Batterie des lions, 13007 Marseille, FRANCE.

(3) Centre d'Ecologie et de Biologie tropicale, EPHE, URA 1453 CNRS, Université de Perpignan, 66860 Perpignan Cédex, FRANCE.

Au début des années 1970, les écosystèmes récifaux de La Réunion étaient florissants, et les récifs coralliens de St-Leu en constituaient l'un des plus beaux ensembles (Faure, 1982). L'urbanisation croissante du littoral réunionnais est à l'origine des phénomènes de dégradation du milieu, enregistrés ces vingt dernières années, dus notamment à la pollution en nitrates et phosphates (Cuet et Naim, 1989). Jusqu'alors, l'ichtyofaune de l'île de La Réunion n'avait fait l'objet que d'une étude ponctuelle (Harmelin-Vivien, 1976), et ce n'est que récemment que son étude a été plus largement abordée (Letourneur, 1991, 1992; Chabanet, 1992; Letourneur *et al.*, 1993).

Dans le cadre d'une étude globale de l'ichtyofaune des platiers récifaux de La Réunion (Letourneur, 1992), deux récifs ont été étudiés à Saint-Leu. L'un des récifs a été totalement enseveli sous une couche de sédiments terrigènes issue du lessivage des sols (99% de mortalité corallienne) à la suite du passage du cyclone Firinga à la fin du mois de janvier 1989 (été austral). Le second récif est, quant à lui, fortement dégradé par d'importants apports de matière organique et de sels nutritifs liés au fonctionnement permanent de l'émissaire d'une ferme de grossissement de tortues marines (Cuet et Naim, 1989). Le but de cet article est de décrire et de quantifier la répartition spatio-temporelle des peuplements de poissons sur trois zones géomorphologiques de ces deux platiers récifaux. Cette répartition a été étudiée pendant les deux années qui ont suivi le passage du cyclone Firinga: été et hiver austral 1989, et été et hiver austral 1990.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sites d'études

L'île de La Réunion est située dans le sud-ouest de l'Océan Indien par 21°70'S et 55°32'E, à environ 800 km à l'est de Madagascar (Fig. 1). Les récifs coralliens de La Réunion sont exposés à de fortes houles, notamment en hiver austral (de mai à octobre) où les alizés du sud-est se renforcent de façon marquée. Les deux récifs étudiés, localisés sur la côte ouest de l'île, sont le récif frangeant de St-Leu (environ 300 m de large), qui longe la ville de St-Leu, et la plate-forme récifale de St-Leu nord qui mesure environ 250 m de large (Fig. 1), aux abords de laquelle est implantée une ferme de grossissement de tortues marines (*Chelonia midas*). Montaggioni et Faure (1980) ont décrit la bionomie et la géomorphologie de ces récifs.

Sur chacun des platiers de ces deux récifs, les études ont été effectuées le long de deux radiales perpendiculaires au rivage (Fig. 1). Chacune d'elles traverse trois zones qui sont, du rivage vers l'océan, les zones interne, médiane et externe. La pente récifale externe n'a pas été étudiée dans le cadre de ce travail.

Sur la plate-forme récifale de St-Leu nord, la zone interne est constituée d'un étroit chenal sableux parcouru par un fort courant de vidange des eaux (Fig. 2). En revanche, la zone interne du récif frangeant de St-Leu ville est un arrière récif sablo-détritique parsemé de galets et blocs basaltiques, dans lequel les courants de dérive littorale sont relativement peu marqués. La zone médiane de la plate-forme récifale de St-Leu nord est composée essentiellement d'une dalle corallienne compacte, entaillée ici et là de couloirs transversaux. Le platier récifal bioconstruit y est peu représenté (Fig. 2), alors que la zone médiane du récif frangeant de St-Leu ville est constituée principalement d'un platier récifal bioconstruit à base de colonies plurimétriques d'*Acropora pharaonis* de forme branchue. Les zones externes de la plate-forme récifale de St-Leu nord et du récif frangeant de St-Leu

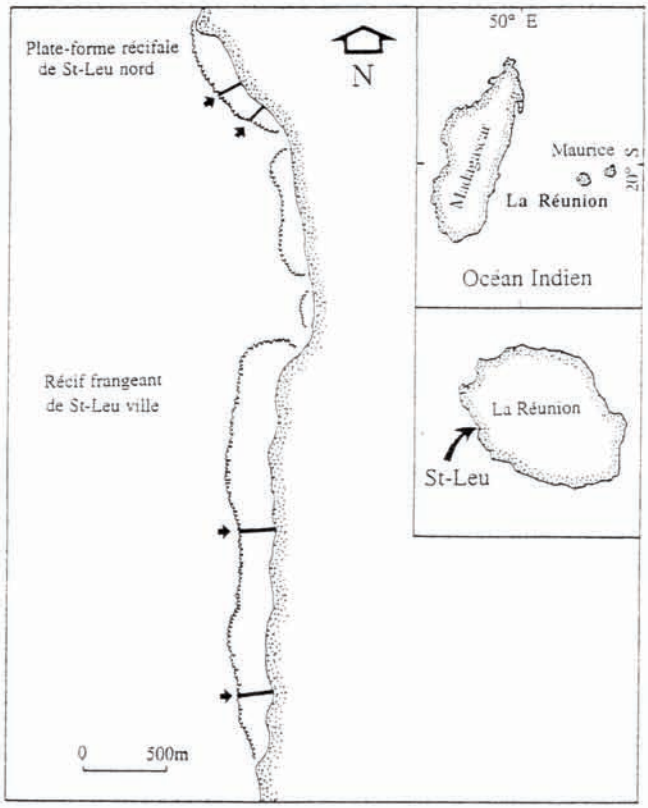

Fig. 1. - Localisation des récifs coralliens de St-Leu (île de La Réunion) et des radiales étudiées (flèches) sur le récif frangeant de St-Leu ville et sur la plate-forme récifale de St-Leu nord. [*Location of the coral reefs of St-Leu (Reunion Island) and of the transects studied (arrows) on the fringing reef of St-Leu ville and on the reef platform of St-Leu nord.*]

ville sont constituées d'une dalle corallienne compacte (Fig. 2) directement exposée au déferlement de la houle océanique.

Technique d'échantillonnage

Les échantillonnages ont été réalisés par observations en plongée libre. Cette méthode, dont les limites et la fiabilité ont déjà été discutées (Harmelin-Vivien *et al.*, 1985), est particulièrement bien adaptée pour suivre, sans les perturber, les peuplements de poissons dans le temps. Deux types de relevés ont été effectués (Tableau I). Dans un premier temps, la présence ou l'absence des espèces a été notée dans chacune des trois zones de chaque radiale, pendant trente minutes. Dans un deuxième temps, des comptages de poissons ont été réalisés dans chaque zone de chaque radiale le long d'un transect de 50 m sur 2 m de large, parallèle au rivage (Fig. 2), en suivant une cotation d'abondance de progression géométrique de base 2 (Harmelin-Vivien *et al.*, 1985); trois comptages ont ainsi été réalisés dans chaque zone. L'ensemble de ces relevés qualitatifs et quantitatifs a été effectué durant quatre périodes: été et hiver 1989, et été et hiver 1990.

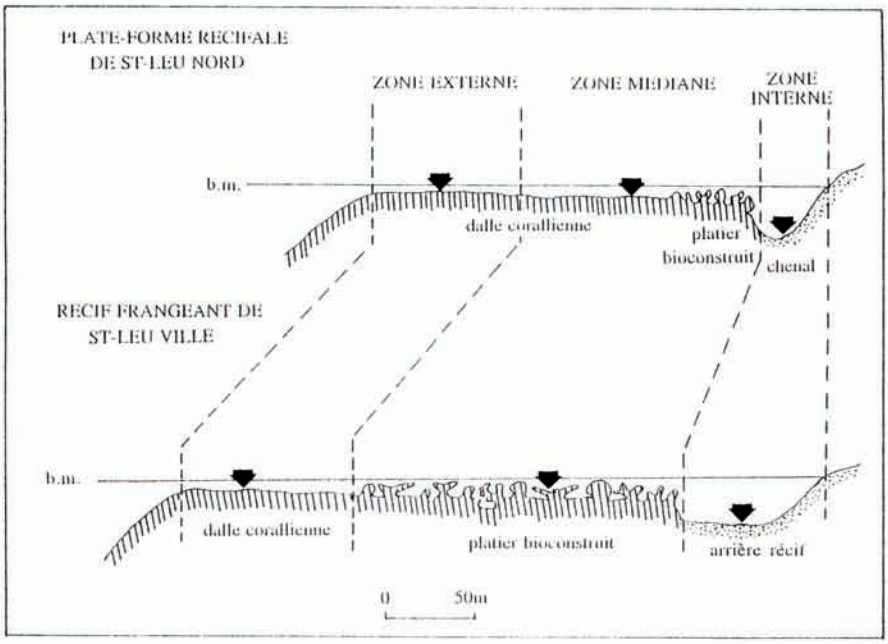

Fig. 2. - Géomorphologie simplifiée du récif frangeant de St-Leu ville et de la plate-forme récifale de St-Leu nord. Les flèches marquent l'emplacement des transects où les comptages de poissons ont été effectués. [*Simplified geomorphology of the fringing reef of St-Leu ville and of the reef platform of St-Leu nord. Arrows indicate the location of the visual counts of fishes.*]

Tableau I. - Effort d'échantillonnage réalisé au cours de ce travail. [*Sampling effort monitored during this study.*]

Relevés qualitatifs	Relevés quantitatifs
2 récifs x 2 radiales	2 récifs x 2 radiales
3 zones par radiale	3 zones par radiale
1 relevé par zone	3 comptages par zone
4 périodes d'échantillonnage	4 périodes d'échantillonnage
48 relevés de présence-absence des espèces	*144 comptages de poissons*

Analyses des données

L'ensemble des données de présence-absence des espèces a été rassemblé dans une matrice globale (espèces x stations). L'abondance moyenne des poissons a été calculée à partir des trois comptages réalisés dans chaque zone et à chaque période d'échantillonnage. Une matrice globale d'abondance des poissons a ensuite été établie à partir de ces valeurs moyennes. Ces matrices ont été analysées par la technique de l'analyse factorielle des correspondances, en utilisant la procédure SAS (SAS, 1989). La richesse spécifique moyenne a également été calculée pour chaque zone de chaque radiale, à partir du nombre

d'espèce recensées, lors de chacun des trois relevés quantitatifs, pour les différentes périodes échantillonnées.

Par ailleurs, une analyse de la variance à trois facteurs (récifs x zones x saisons) a été réalisée sur les données de richesse spécifique et d'abondance des individus. Le test-t de comparaison de moyennes a ensuite été utilisé pour déterminer de façon précise les différences significatives dans l'espace (récifs et zones) et dans le temps (saisons).

RÉSULTATS

Distribution spatiale

L'analyse factorielle des correspondances effectuée sur les données d'abondance des individus révèle une organisation de l'ichtyofaune des platiers récifaux de St-Leu en trois grands peuplements: les peuplements de poissons des zones internes, médianes et externes (Fig. 3). L'axe I (23,7% de l'inertie totale) sépare l'ichtyofaune liée aux zones médianes de l'ichtyofaune inféodée aux zones interne et externe. L'axe II (18,4% de l'inertie totale) sépare quant à lui les peuplements de poissons des zones externes des peuplements de poissons des zones médiane et interne. Les peuplements ichtyologiques de zone externe, et dans une moindre mesure de zone interne, sont relativement similaires sur les deux platiers récifaux (Fig. 3). En revanche, les peuplements de zone médiane du récif frangeant de St-

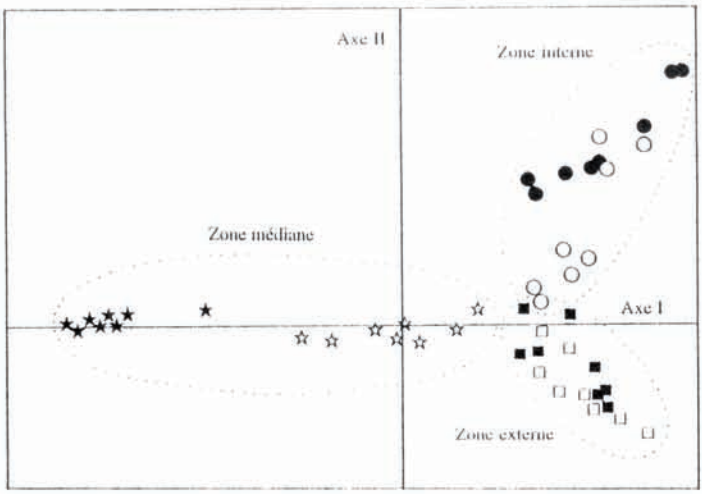

Fig. 3. - Premier plan factoriel de l'analyse des correspondances réalisée sur les données d'abondance des individus. Code des zones: cercles noirs = zones internes du récif frangeant de St-Leu ville, cercles blancs = zones internes de la plate-forme récifale de St-Leu nord, étoiles noires = zones médianes du récif frangeant de St-Leu ville, étoiles blanches = zones médianes de la plate-forme récifale de St-Leu nord, carrés noirs = zones externes du récif frangeant de St-Leu ville et carrés blancs = zones externes de la plate-forme récifale de St-Leu nord. [*First factorial plane of the correspondence analysis monitored on the abundance data. Code of the zones: black circles = inner zones of the fringing reef of St-Leu ville, white circles = inner zones of the reef platform of St-Leu nord, black stars = median zones of the fringing reef of St-Leu ville, white stars = median zones of the reef platform of St-Leu nord, black squares = outer zones of the fringing reef of St-Leu ville and white squares = outer zones of the reef platform of St-Leu nord.*]

Leu ville et de la plate-forme récifale de St-Leu nord présentent des dissemblances marquées. Letourneur (1992) a montré que l'analyse factorielle des correspondances effectuée sur les données de présence-absence des espèces détermine une répartition des zones semblable à celle qui a été obtenue avec les données d'abondance.

Au cours de ces deux années d'études, un total de 169 espèces de poissons appartenant à 37 familles a été recensé (la liste des espèces recensées est disponible auprès des auteurs). Les familles les plus diversifiées sont les Labridae (28 espèces), les Pomacentridae (23), les Acanthuridae (14), les Chaetodontidae (13) et les Mullidae et Scaridae (8). Parmi l'ichtyofaune totale, 149 espèces ont été inventoriées sur le récif frangeant de St-Leu ville et 131 sur la plate-forme récifale de St-Leu nord. La zone médiane est celle où sont relevées les plus fortes richesses spécifiques totales pour chacun des deux platiers récifaux, alors que les valeurs les plus faibles sont relevées dans la zone interne (Tableau II).

L'analyse de la variance montre l'influence hautement significative des facteurs récif ($F = 13,74$; $P < 0,005$) et zone ($F = 81,66$; $P < 0,005$) sur la richesse spécifique moyenne. Celle-ci est significativement plus faible dans la zone interne, et ceci sur les deux platiers récifaux, alors qu'elle n'est pas significativement différente entre les zones médiane et externe sur le récif frangeant de St-Leu ville (Tableau II).

Tableau II. - Richesse spécifique totale, richesse spécifique moyenne et abondance moyenne par relevé (± écart-type) sur les trois zones morphologiques. Les moyennes en caractères gras ne sont pas statistiquement différentes (test t, $P > 0,05$). [*Total species richness, mean species richness and mean abundance per census (± s.d.) on the three morphological zones. Bold indicates means which are not statistically different (t test, P > 0.05).*]

	Zone interne	Zone médiane	Zone externe
Richesse spécifique totale			
Récif frangeant	79	108	104
Plate-forme récifale	74	113	98
Richesse spécifique moyenne			
Récif frangeant	27,1 ± 7,9	**45,4 ± 7,1**	**34,2 ± 6,5**
Plate-forme récifale	22,0 ± 6,8	43,5 ± 6,3	31,3 ± 5,3
Abondance moyenne			
Récif frangeant	61,1 ± 43,3	**349,4 ± 65,5**	**264,5 ± 91,2**
Plate-forme récifale	79,2 ± 55,5	**258,8 ± 69,4**	**276,3 ± 94,3**

L'analyse des contributions relatives des espèces aux axes I et II permet de définir les espèces les plus représentatives de chacune des trois zones ainsi que les espèces qui ont une forte tendance à l'ubiquité. C'est ainsi que les espèces les plus représentatives des zones internes des deux platiers récifaux sont *Parupeneus macronema, P. rubescens* et *Rhinecanthus aculeatus*. Ces espèces, ainsi que la majorité de celles qui sont rencontrées dans cette zone, ont été recensées au stade juvénile. Dans les zones médianes, *Stegastes nigricans* est l'espèce la plus caractéristique du récif frangeant de St-Leu ville, alors que *Dascyllus aruanus, Ctenochaetus striatus* et *Scarus sordidus* caractérisent davantage la plate-forme récifale de St-Leu nord. L'ichtyofaune de la zone externe est essentiellement

représentée sur les deux platiers récifaux par *Plectroglyphidodon leucozonus, Stegastes fasciolatus* et *Halichoeres marginatus*. A l'inverse, *Chaetodon lunula, Stethojulis albovittata* et *Thalassoma lunare* sont parmi les espèces les plus ubiquistes sur l'ensemble des différentes zones des deux platiers récifaux.

L'analyse de la variance montre que le facteur zone a une influence hautement significative sur l'abondance des individus ($F = 131,49$; $P < 0,005$), tandis que le facteur récif n'a pas d'influence significative sur celle-ci ($F = 0,37$; $P > 0,10$). L'abondance moyenne en poissons est significativement plus faible dans la zone interne de chacun des deux platiers récifaux, alors qu'elle est maximale sur la zone externe pour la plate-forme récifale de St-Leu nord et sur la zone médiane pour le récif frangeant de St-Leu ville (Tableau II). C'est d'ailleurs sur la zone médiane qu'a été relevée la seule différence statistiquement significative (test t, $P < 0,05$) entre les abondances moyennes des poissons des deux récifs. La forte abondance en poissons sur cette zone du récif frangeant de St-Leu ville est due presque exclusivement à la prolifération de *Stegastes nigricans*, Pomacentridae au caractère territorial prononcé.

Fluctuations temporelles

Sur les trois zones de la plate-forme récifale de St-Leu nord, la richesse spécifique totale a présenté des fluctuations saisonnières, avec de plus fortes valeurs pendant l'été austral (Tableau III). En revanche, la zone interne du récif frangeant de St-Leu ville est la seule zone dans laquelle des variations de ce type sont observées, alors que les zones médiane et externe ont d'abord enregistré une baisse de la richesse spécifique totale entre l'été et l'hiver 1989, puis une augmentation régulière de celle-ci après cette dernière période (Tableau III). Cependant, ces variations saisonnières de la richesse spécifique totale entre l'été et l'hiver ne sont pas statistiquement significatives (chi-carré = 1,07 ; $P > 0,10$).

Les variations de la richesse spécifique moyenne sur les différentes zones des deux récifs suivent le même schéma saisonnier entre l'été et l'hiver (Tableau IV). Une analyse de la variance montre que ces fluctuations saisonnières de la richesse spécifique moyenne sont statistiquement significatives ($F = 4,90$; $P < 0,01$).

Tableau III. - Variations de la richesse spécifique totale entre l'été 1989 et l'hiver 1990 sur les trois zones morphologiques du récif frangeant de St-Leu ville et de la plate-forme récifale de St-Leu nord. [*Fluctuations of the total species richness between summer 1989 and winter 1990 on the three morphological zones of the fringing reef of St-Leu ville and of the reef platform of St-Leu nord.*]

	Eté 1989	Hiver 1989	Eté 1990	Hiver 1990
Zone interne				
Récif frangeant	60	34	51	39
Plate-forme récifale	54	35	46	33
Zone médiane				
Récif frangeant	80	58	67	76
Plate-forme récifale	88	74	80	65
Zone externe				
Récif frangeant	70	47	61	65
Plate-forme récifale	58	56	64	46

L'abondance moyenne des poissons fluctue selon les saisons sur les trois zones des deux récifs (Fig. 4). L'analyse de la variance montre que ces variations d'abondance des individus sont statistiquement significatives ($F = 15,82$; $P < 0,005$). Une chute marquée de l'abondance, statistiquement significative (test t, $P < 0,001$), est relevée dans la zone interne des deux platiers récifaux entre l'été et l'hiver 1989: l'abondance passe de 158 à 40 individus pour la plate-forme récifale de St-Leu nord (soit une chute de 75%) et de 129 à 41 individus pour le récif frangeant de St-Leu ville (soit une chute de 68%) (Fig. 4). Sur la zone médiane du récif frangeant de St-Leu ville, il y a en revanche une faible amplitude de variation de l'abondance des poissons pour l'ensemble des périodes échantillonnées (Fig. 4), alors qu'une baisse d'abondance statistiquement significative (test t, $P < 0,001$) est relevée entre l'été et l'hiver 1990 (de 333 à 167 individus, soit une chute de l'abondance de 50%) sur la zone médiane de la plate-forme récifale de St-Leu nord.

Des variations d'abondance statistiquement significatives (test t, $P < 0,001$) sont également observées entre l'été et l'hiver 1990 sur la zone externe: de 315 à 136 individus pour la plate-forme récifale de St-Leu nord (soit une chute de 57%) et de 285 à 138 individus pour le récif frangeant (soit une chute de 52%).

Bien que ces différentes fluctuations soient dues à des variations de l'ensemble du peuplement ichtyologique, certaines espèces présentent toutefois des variations nettement plus prononcées. Ainsi, sur la zone externe ce sont surtout des poissons herbivores tels que les Acanthuridae *Acanthurus nigrofuscus, A. triostegus* et *Ctenochaetus striatus* ainsi que des petits carnivores tels que les Labridae *Halichoeres marginatus, Thalassoma lunare* et *T. purpureum* qui ont le plus fluctué en fonction des saisons, avec une plus forte abondance lors de l'été austral. Ces mêmes espèces sont parmi celles qui sont les plus fluctuantes selon les saisons sur la zone médiane de la plate-forme récifale de St-Leu nord. Sur la zone médiane du récif frangeant de St-Leu ville, les Acanthuridae précités présentent en revanche une augmentation modérée mais régulière de leurs effectifs entre l'été 1989 et l'hiver 1990, tandis que l'effectif du Pomacentridae omnivore *Stegastes nigricans* (52% de

Tableau IV. - Variations de la richesse spécifique moyenne par relevé (± écart-type) entre l'été 1989 et l'hiver 1990 sur les trois zones morphologiques du récif frangeant de St-Leu ville et de la plate-forme récifale de St-Leu nord. Les moyennes en caractères gras ne sont pas statistiquement différentes (test t, $P > 0,05$). [*Fluctuations of the mean species richness per census (± s.d.) between summer 1989 and winter 1990 on the three morphological zones of the fringing reef of St-Leu ville and of the reef platform of St-Leu nord. Bold indicates means which are not statistically different (t test, P > 0.05)*]

	Eté 1989	Hiver 1989	Eté 1990	Hiver 1990
Zone interne				
Récif frangeant	39,0 ± 1,5	**20,5 ± 3,5**	**26,0 ± 1,6**	**23,0 ± 2,1**
Plate-forme récifale	**24,0 ± 8,2**	**20,0 ± 1,4**	**27,0 ± 1,1**	**17,0 ± 2,8**
Zone médiane				
Récif frangeant	55,5 ± 6,4	**40,5 ± 2,1**	**41,5 ± 3,5**	**44,0 ± 2.8**
Plate-forme récifale	**44,5 ± 1,4**	**41,5 ± 1,4**	**46,0 ± 2,1**	**42,0 ± 2,1**
Zone externe				
Plate-forme récifale	**33,0 ± 7,1**	**28,5 ± 3,5**	**34,0 ± 1,4**	**41,0 ± 8,5**
Plate-forme récifale	25,0 ± 4,3	**32,0 ± 4,3**	**36,0 ± 2,8**	**32,0 ± 5,7**

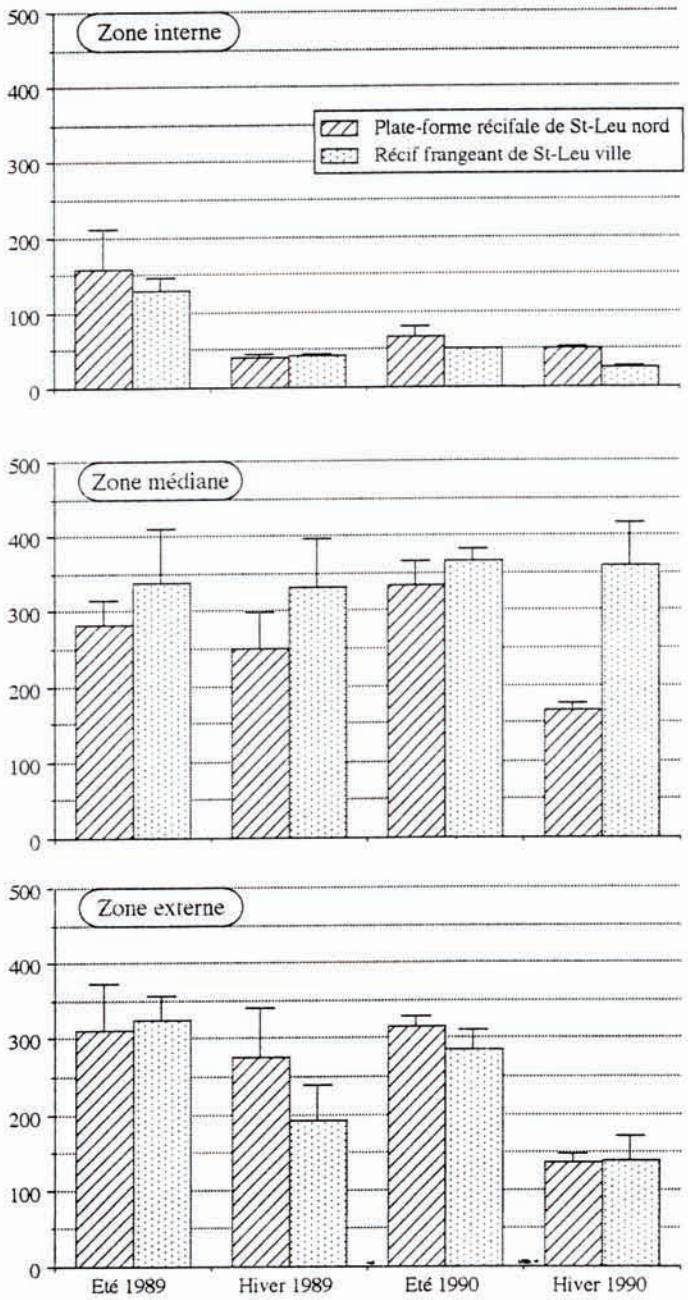

Fig. 4. - Variations de l'abondance moyenne des poissons sur les trois zones géomorphologiques du récif frangeant de St-Leu ville et de la plate-forme récifale de St-Leu nord entre l'été 1989 et l'hiver 1990 (les barres verticales indiquent l'écart-type). [*Variations of the mean abundance of fishes on the three geomorphological zones of the fringing reef of St-Leu ville and of the reef platform of St-Leu nord between summer 1989 and winter 1990 (vertical bars indicate standard deviation)*]

l'effectif total en moyenne) reste relativement stable, notamment après l'hiver 1989. Enfin, dans la zone interne des deux récifs, ce sont principalement des juvéniles de Mullidae tels que *Parupeneus barberinus, P. macronema* et *P. rubescens* qui ont montré les plus fortes diminutions d'abondance après l'été 1989.

DISCUSSION

Distribution spatiale

Dans une étude englobant plusieurs milieux récifaux de l'île (platiers récifaux, pente externe et glacis inférieur), Harmelin-Vivien (1976) a subdivisé l'ichtyofaune totale de La Réunion en peuplements de platiers, de pente externe et de glacis inférieur, mais ne différencie pas plusieurs peuplements ichtyologiques au sein des platiers récifaux. L'auteur signale néanmoins des variations de richesse spécifique à l'intérieur de ces platiers. La subdivision d'un peuplement de poissons en peuplements "secondaires" dépend en effet du degré de précision auquel le chercheur effectue son étude (Galzin et Legendre, 1988). Ainsi, Letourneur (1992) a montré que les trois grands peuplements de poissons des zones interne, médiane et externe s'organisent en fait davantage en un continuum spatial plutôt qu'en trois communautés totalement différentes.

L'individualisation de l'ichtyofaune des récifs de St-Leu en trois grandes communautés de poissons est corrélée essentiellement à deux types de facteurs, mis en évidence par l'analyse factorielle des correspondances: la topographie du substrat et les conditions hydrodynamiques du milieu. En effet, l'axe I sépare les peuplements de poissons liés à des stations à forte complexité structurale (zone médiane) des peuplements de poissons liés à des stations moins complexes (zones externe et interne). L'axe II sépare l'ichtyofaune inféodée à des stations de mode battu (zone externe) de l'ichtyofaune liée à des stations de mode plus calme (zones médiane et interne).

Le platier bioconstruit et dans une moindre mesure la dalle corallienne (zones médiane et externe) sont caractérisés par une forte complexité topographique et une grande disponibilité en abris et ressources alimentaires (Harmelin-Vivien, 1979). Cela peut expliquer les plus fortes richesses spécifiques, totale et moyenne, et abondances en poissons sur ces zones géomorphologiques. En effet, la morphologie récifale apparaît être - en termes de types de substrats, de complexité structurale et de disponibilité en abris et types de nourritures - l'une des principales causes de l'individualisation des communautés de poissons (Risk, 1972; Luckhurst et Luckhurst, 1978; Thresher, 1983; Roberts et Ormond, 1987; Sano *et al.*, 1987). Ces facteurs liés à la morphologie récifale sont particulièrement importants dans des eaux peu profondes où dominent des espèces de petites tailles et de faible rayon d'action (Williams, 1991), comme à St-Leu. Toutefois, si les zones externes sont morphologiquement similaires sur les deux récifs, les zones médianes présentent en revanche des différences morphologiques marquées: essentiellement dalle corallienne compacte entaillée ici et là de couloirs transversaux sur la plate-forme récifale de St-Leu nord, et colonies plurimétriques de forme branchue sur le récif de St-Leu ville. La totalité de ces colonies plurimétriques sont mortes à la suite du passage du cyclone Firinga, le 29 janvier 1989. Cependant, leur complexité structurale n'a pas été détruite et a permis l'établissement et le maintien d'une abondante population de *Stegastes nigricans* (Letourneur *et al.*, 1993), espèce territoriale préférentiellement associée aux coraux branchus morts colonisés par les algues. Dans la zone interne, la

présence de nombreux juvéniles de plusieurs espèces est vraisemblablement liée au petit nombre de prédateurs dans cette zone (Planes *et al.*, 1993).

L'agitation du milieu due au déferlement de la houle océanique est également l'une des causes majeures de la distribution des communautés de poissons (Williams, 1982; Galzin, 1987a), notamment à La Réunion où les récifs coralliens sont très exposés et présentent une extension en largeur modeste: de 250 m à 300 m à St-Leu. Dans un travail portant sur l'ensemble des récifs coralliens de l'île, Letourneur (1992) a montré que les conditions hydrodynamiques sont la première cause de l'individualisation de l'ichtyofaune des platiers récifaux en différentes communautés. Le présent travail a montré quant à lui une prédominance du rôle de la topographie du substrat. Ces deux facteurs, dont l'importance relative peut donc fluctuer d'un récif à l'autre, sont étroitement liés. En effet, l'agitation du milieu tend à induire des morphoses écomorphes des colonies coralliennes (Faure, comm. pers.), réduisant de ce fait leur complexité structurale par effet de "tassement".

D'autres paramètres, résultant eux-mêmes de plusieurs facteurs, sont également connus pour jouer un rôle important dans la définition des structures spatiales de l'ichtyofaune récifale comme, par exemple, la sélection de l'habitat notamment lors de l'arrivée des larves et juvéniles sur le récif (Williams et Sale, 1981), et le degré de dégradation de l'environnement corallien (Bell et Galzin, 1984; Bouchon-Navaro *et al.*, 1985; Chabanet, 1992; Harmelin-Vivien, 1992), quelle que soit l'origine, naturelle ou humaine, de cette dégradation.

Fluctuations temporelles

Les différentes variations observées ont été d'une façon générale relativement modérées en regard des fluctuations temporelles des communautés de poissons en milieu tempéré (Harmelin-Vivien, 1982; Khoury, 1987), mais ont été plus marquées que celles qui ont été relevées sur d'autres récifs coralliens (Galzin, 1987b; Thollot *et al.*, 1990). Néanmoins, deux types de fluctuations temporelles ont été mis en évidence au cours de cette étude. Le plus apparent montre une ichtyofaune plus diversifiée dont les populations sont plus abondantes pendant l'été austral. Il fait apparaître ainsi l'importance des différences saisonnières entre été et hiver. Deux hypothèses peuvent être émises pour expliquer ce phénomène:

- sur certains récifs de La Réunion, la période estivale est caractérisée par une augmentation de la production algale (Naim, 1993), qui pourrait vraisemblablement induire un développement des peuplements d'invertébrés associés. Cette augmentation de la disponibilité de la ressource alimentaire favoriserait un certain nombre d'espèces et d'individus, notamment herbivores et petits carnivores, qui se nourrissent de ces peuplements proies. Les fluctuations temporelles de ces derniers jouent très probablement un rôle déterminant dans la définition des variations saisonnières des peuplements de poissons (Galzin, 1987b). Cependant, d'après Naim (comm. pers.), la production algale durant la période estivale est modérée sur les récifs coralliens de St-Leu. Par ailleurs, les communautés algales présentes sur ces récifs abritent des peuplements d'invertébrés relativement peu diversifiés et dont les populations sont assez peu abondantes (Naim, comm. pers.). L'augmentation de la ressource alimentaire durant l'été austral semble donc trop peu importante pour expliquer, à elle seule, les fluctuations saisonnières des peuplements de poissons. Cela nous amène à émettre une seconde hypothèse pour comprendre les phénomènes observés:

- de nombreux auteurs ont démontré l'importance du recrutement en période estivale pour expliquer les fluctuations saisonnières des peuplements ichtyologiques (Williams et Sale, 1981; Schroeder, 1985; Walsh, 1987; Robertson, 1990). Les variations de richesse spécifique et d'abondance des poissons relevées à St-Leu vont dans le même sens que les résultats de ces auteurs. La moindre abondance des juvéniles en hiver (pêche, prédation, migration vers d'autres zones récifales comme la pente externe, ...) induit alors une diminution de richesse spécifique et d'abondance des poissons à cette période.

Le second type de variation temporelle concerne la diminution de l'abondance des poissons au cours des deux années d'études. Cette fluctuation peut avoir plusieurs origines, dont l'importance varie selon la zone et le récif considéré:

- de nombreux auteurs ont montré de fortes variations interannuelles dans le recrutement de juvéniles de certaines espèces de poissons récifaux (Williams, 1983; Eckert, 1984; Walsh, 1987; Robertson, 1988). Ce phénomène est très vraisemblablement celui qui prédomine dans les zones internes, tant sur le récif frangeant de St-Leu ville que sur la plate-forme récifale de St-Leu nord. En effet, nous avons pu constater que certaines espèces, comme les Mullidae, ont présenté un bien plus fort recrutement durant l'été 1989 que lors de l'été 1990 (Letourneur, 1992). D'après Schulman (1985), les espèces grégaires, comme les Mullidae, auraient un recrutement variable qui est dû probablement à un mode d'installation agrégatif, tandis que les espèces solitaires auraient des modalités de recrutement moins fluctuantes dans le temps.

- par ailleurs, la dégradation de l'environnement corallien induit le plus souvent des modifications importantes dans la composition de l'ichtyofaune, caractérisées par une chute de la diversité et de l'abondance des poissons (Bouchon-Navaro *et al.*, 1985; Sano *et al.*, 1987; Chabanet, 1992; Harmelin-Vivien, 1992). Sur les récifs coralliens de St-Leu, l'impact de ces phénomènes de dégradations paraît surtout prononcé dans les secteurs où des structures coralliennes existent, c'est-à-dire les secteurs de platier bioconstruit et, dans une moindre mesure, de la dalle corallienne (zones médiane et externe). Les modalités qui régissent ces fluctuations temporelles sur le récif frangeant de St-Leu ville et sur la plate-forme récifale de St-Leu nord sont toutefois vraisemblablement différentes. Ainsi, cette dernière n'a pas souffert du cyclone Firinga, alors que le récif frangeant de St-Leu ville a été recouvert par une importante couche de sédiments terrigènes provenant du lessivage des sols (Letourneur *et al.*, 1993). Cependant, les secteurs directement concernés par ce cyclone ont plutôt montré une augmentation de richesse spécifique et de l'abondance des poissons après le lessivage progressif de la couche de vase (Letourneur *et al.*, 1993). Le cyclone Firinga ne semble donc pas être, à lui seul, à l'origine de la diminution de l'abondance des poissons. En revanche, il pourrait exister un temps de latence entre l'impact des dégradations sur le milieu, d'origine naturelle ou humaine, et la diminution de l'abondance des peuplements ichtyologiques des zones médiane et externe.

Le présent travail a surtout mis en évidence d'importantes variations spatiales de l'ichtyofaune sur les platiers récifaux de St-Leu. En dépit de l'existence de variations temporelles, essentiellement saisonnières, l'organisation des peuplements ichtyologiques dans l'espace a persisté au cours des deux années d'études. La persistance des structures spatiales des communautés de poissons au cours du temps a souvent été observée en milieu corallien (Choat *et al.*, 1988; Fowler, 1990; Fowler *et al.*, 1992; Letourneur, 1992). Dans ce présent travail, les échelles spatiales et temporelles n'ont pas été abordées avec un effort d'échantillonnage comparable. Il est donc important que l'étude de l'ichtyofaune des récifs

coralliens de St-Leu au cours du temps soit poursuivie, de façon à pouvoir déterminer la principale source de variabilité de ces peuplements.

Remerciements. - Cette étude a été réalisée au Laboratoire d'Ecologie marine de l'Université de La Réunion grâce aux crédits d'Etat du programme "Dymmnit" et aux crédits du programme "Envireg" du Conseil Régional de La Réunion. Nous remercions le Pr. M. Amanieu, les Dr. O. Naim et C. Conand pour l'aide qu'ils ont apportée à la réalisation de ce manuscrit, ainsi que les lecteurs anonymes qui nous ont permis de l'améliorer.

RÉFÉRENCES

BELL J.D. & R. GALZIN, 1984. - Influence of live coral cover on coral reef fish communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 15: 262-274.

BOUCHON-NAVARO Y., BOUCHON C. & M.L. HARMELIN-VIVIEN, 1985. - Impact of coral degradation on a Chaetodontid fish population (Moorea, French Polynesia). *Proc. 5th. Intern. Coral Reef Symp.*, Tahiti, 5: 427-432.

CHABANET P., 1992. - Comparison of coral reef fishes between two sectors (non-disturbed and disturbed) in St Gilles - La Saline fringing reef (Reunion Island). *Proc. 7th. Intern. Coral Reef Symp.*, Guam: 15 (abstract).

CHOAT J.H., AYLING A.M. & D.R. SCHIEL, 1988. - Temporal and spatial variation in an island fish fauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 121: 91-111.

CUET P. & O. NAIM, 1989. - Bilan des dégradations récifales, pp. 251-264. *In*: Les Platiers récifaux de l'Ile de La Réunion (Faure G., Conan J.Y. & L. Montaggioni, eds). Univ. Réunion, Labo. Biol. Mar., Labo. Chim. Org., AUR.

ECKERT G.J., 1984. - Annual and spatial variation in recruitment of labrid fishes among seven reefs in the Capricorn/Bunker group, Great Barrier Reef. *Mar. Biol.*, 78: 123-127.

FAURE G., 1982. - Recherches sur les peuplements de Scléractiniaires des récifs coralliens des Mascareignes (Océan Indien occidental). Thèse ès sciences, Univ. Aix-Marseille II, 206 p. + 1 vol. d'annexes.

FOWLER A.J., 1990. - Spatial and temporal patterns of distribution and abundance of chaetodontid fishes at One Tree reef, southern GBR. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 64: 39-53.

FOWLER A.J., DOHERTY P.J. & D.McB. WILLIAMS, 1992. - Multi-scale analysis of recruitment of a coral reef fish on the Great Barrier Reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 82: 131-141.

GALZIN R., 1987a. - Structure of fish communities of French Polynesian coral reefs. I: spatial scales. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*,41: 129-136.

GALZIN R., 1987b. - Structure of fish communities of French Polynesian coral reefs. II: temporal scales. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*,41: 137-145.

GALZIN R. & P. LEGENDRE, 1988. - The fish communities of a coral reef transect. *Pacif. Sci.*, 41: 158-166.

HARMELIN-VIVIEN M.L., 1976. - Ichtyofaune de quelques récifs coralliens des îles Maurice et La Réunion (archipel des Mascareignes, Océan Indien). *Maur. Inst. Bull.*, 8: 69-109.

HARMELIN-VIVIEN M.L., 1979. - Ichtyofaune des récifs coralliens de Tuléar (Madagascar): écologie et relations trophiques. Thèse ès sciences, Univ. Aix-Marseille II, 165 p. + 1 vol. d'annexes.

HARMELIN-VIVIEN M.L., 1982. - Ichtyofaune des herbiers de posidonies du Parc National de Port-Cros. I: composition et variations spatio-temporelles. *Trav. sci. Parc Nat. Port-Cros*, 8: 69-82.

HARMELIN-VIVIEN M.L., 1992. - Impact des activités humaines sur les peuplements ichtyologiques des récifs coralliens de Polynésie française. *Cybium*, 16: 279-289.

HARMELIN-VIVIEN M.L., HARMELIN J.G., CHAUVET C., DUVAL C., GALZIN R., LEJEUNE P., BARNABE G., BLANC F., CHEVALIER R., DUCLERC J. & G. LASSERRE, 1985. - Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons: méthodes et problèmes. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 40: 467-539.

KHOURY C., 1987. - Ichtyofaune des herbiers de posidonies du Parc National de Port-Cros: composition, éthologie alimentaire et rôle dans le réseau trophique. Thèse 3e cycle, Univ. Aix-Marseille II, 230 pp.

LETOURNEUR Y., 1991. - Modifications du peuplement de poissons du platier récifal de St-Pierre (île de La Réunion, Océan Indien) consécutives au passage du cyclone Firinga. *Cybium*, 15: 159-170.

LETOURNEUR Y., 1992. - Dynamique des peuplements ichtyologiques des platiers récifaux de l'île de La Réunion. Thèse Océanologie biologique, Univ. Aix-Marseille II, 244 pp.

LETOURNEUR Y., HARMELIN-VIVIEN M.L. & R. GALZIN, 1993. - Impact of hurricane Firinga on fish community structure on fringing reefs of Reunion Island, S.W. Indian Ocean. *Environ. Biol. Fish.*, 37: 109-120.

LUCKHURST B.E. & K. LUCKHURST, 1978. - Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Mar. Biol.*, 49: 317-323.

MONTAGGIONI L. & G. FAURE, 1980. - Les Récifs coralliens des Mascareignes (Océan Indien). 151 p. Coll. Trav. Univ. Fr. O. Indien.

NAIM O., 1993. - Seasonal responses of a fringing reef community to eutrophication (Reunion Island, Western Indian Ocean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 99: 137-151.

PLANES S., LEFEVRE A., LEGENDRE P., GALZIN R., 1993. - Spatio-temporal variability in fish recruitment to a coral reef (Moorea, French Polynesia). *Coral Reefs*, 12: 105-113.

RISK M.J., 1972. - Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atoll Res. Bull.*, 193: 1-6.

ROBERTS C.M. & R.F. ORMOND, 1987. - Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 41: 1-8.

ROBERTSON D.R., 1988. - Extreme variation in settlement of the Caribbean triggerfish *Balistes vetula* in Panama. *Copeia*, 1988(3): 698-703.

ROBERTSON D.R., 1990. - Differences in the seasonalities of spawning and recruitment of some small neotropical reef fishes. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 144: 49-62.

SANO M., SHIMIZU M. & Y. NOSE, 1987. - Long-term effects of destruction of hermatypic corals by *Acanthaster planci* infestation on reef fish communities at Iriomote Island, Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 37: 191-199.

SAS, 1989. - SAS/STAT user's guide, version 6, 4th ed., vol. 1., 890 pp. Cary, NC: SAS Institute Inc.

SCHROEDER R.E., 1985. - Recruitment rate patterns of coral reef fishes at Midway lagoon (Northwestern Hawaiian Islands). *Proc. 5th. Intern. Coral Reef Symp.*, Tahiti, 5: 379-384.

SCHULMAN M.J., 1985. - Variability in recruitment of coral reef fishes. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 89: 205-219.

THOLLOT P., KULBICKI M. & L. WANTIEZ, 1990. - Temporal patterns of fish populations in three habitats of the St Vincent Bay area (New Caledonia): coral reefs, soft bottoms and mangroves. *Proc. ISRS Cong.*, Nouméa, 127-136.

THRESHER R.E., 1983. - Habitat effects on reproductive success in the coral reef fish. *Acanthochromis polyacanthus* (Pomacentridae). *Ecology*, 64: 1184-1199.

WALSH W.J., 1987. - Patterns of recruitment and spawning in Hawaiian reef fishes. *Environ. Biol. Fish.*, 18: 257-276.

WILLIAMS D.McB., 1982. - Patterns in the distribution of fish communities across the central Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 1: 35-43.

WILLIAMS D.McB., 1983. - Daily, monthly and yearly variation in recruitment of a guild of coral reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10: 231-237.

WILLIAMS D.McB., 1991. - Patterns and processes in the distribution of coral reef fishes, pp. 437-474. *In*: The Ecology of Fishes on Coral Reefs (Sale P.F., ed.). Academic Press Inc. San Diego.

WILLIAMS D.McB. & P.F. SALE, 1981. - Spatial and temporal patterns of recruitment of juvenile coral reef fishes to coral habitats within One Tree Lagoon, Great Barrier Reef. *Mar. Biol.*, 65: 245-253.

Reçu le 18.06.1993.
Accepté pour publication le 08.10.1993.